蝶と蛾　*Lepidoptera Science* **64** (3): 108–114, November 2013

スジグロシロチョウとヤマトスジグロシロチョウの自然雑種

北原　曜

396-0014　長野県伊那市狐島 4224-1

Natural hybrids between *Pieris melete* and *P. napi japonica* (Lepidoptera, Pieridae)

Hikaru KITAHARA

Kitsunejima 4224-1, Ina-shi, Nagano, 396-0014 Japan

Abstract *Pieris melete* and *P. napi japonica* are closely related species that occur sympatrically over all of Japan. Due to incomplete post-mating isolation for these species, natural hybrids are presumed to exist. Over four hundred male individuals were collected in a small study site in central Japan, and the ratio of the maximum width of the scent sack to the maximum width of the scent scale of the forewing was determined for each individual. Using this index, three individuals were identified as natural hybrids.

Key words interspecific mating, natural hybrid, *Pieris melete, Pieris napi japonica*, scent scale.

はじめに

前報（北原, 2012b）では，スジグロシロチョウ *Pieris melete*（以下，スジ）とヤマトスジグロシロチョウ *Pieris napi japonica*（以下，ヤマト）の種間雑種第1代（F1）を多世代にわたり戻し交配し，♂はF1以降全世代で，♀は戻し交配第1世代（BC1）以降徐々に生殖能力を持つことが確認された．また，両親種のケージペアリングによる交雑は成功しなかったが，F1はどちらの種ともケージペアリングにより戻し交配するため，何らかの条件が整えば自然雑種が発生する可能性が指摘された．さらに，F1とBC1については，夏型の香嚢比が0.453〜0.666の範囲であり両親種とは判別が可能であることが報告された．そこで本報では，混棲地で多数の♂個体を採集し全個体の香嚢比を調べることにより，両種の自然雑種の判定を行い，その個体数割合などの特徴を明らかにすることを目的とした．

材料および方法

調査流域は，長野県伊那市西箕輪と南箕輪村にまたがる天竜川水系小沢川とした（図1）．小沢川は，木曽山脈北部の権兵衛峠（1,523 m）や経ヶ岳（標高2,296 m）から東南に流下する河川である．調査地は西箕輪平沢（標高795 m）を起点として，その上流3.3 km区間内の道路沿いとした．起点から0.7 kmの北沢橋までは水田などの農地や家屋を含む里山景観であり，それより奥は山間部となるが，起点から1.0〜1.5 km区間に耕作放棄された農地と廃屋がある．起点から1.5〜3.3 kmの道路終点（標高1,010 m）までは本格的な山地の谷間となる．道路は起点から終点まで小沢川に沿っている．この調査地では，スジ，ヤマトで発生期に差がなく，両種とも1化春型が例年4月10日頃より，2化夏型が6月15日頃より，3化は不明瞭であるが8月10日頃より発生する．2化の発生初期である6月15日頃は，個体数は少ないが1化と2化が混飛する．この調査地で4化しているのかどうかは不明である．終見は10月10日頃である．調査期間は2008年4月12日〜9月23日で，1化春型は4月12日から6月14日に採集し，2化以降の夏型は6月14日〜9月23日に採集した．この期間に，調査区域で発見できた両種の成虫♂は極力全て採集した．その結果，採集個体数は，春型が221個体，夏型が209個体の合計430個体であった．採集された個体は全て展翅標本とし，採集順に個体番号を付けた．その際，鱗粉が他の個体に付着しないように，成虫♂を触った手指はアルコールテッシュなどで拭き取り，また三角紙や展翅テープは使い捨てとしたほか，展翅板も使用ごとに拭き取りや清掃をするなど極力注意した．人工雑種F1の成虫♂の斑紋は変異が大きく親種との識別が難しい（藤森, 2013）ため，自然雑種の判定は発香鱗の香嚢比（北原, 2009; 北原, 2012b）を用いた．

発香鱗の採取方法は前報（北原, 2009; 北原, 2012b）と同様で，各採集個体の右前翅中室から使い捨ての綿棒で鱗粉類を採取しプレパラートを作成した．次いで，各個体5個の発香鱗をランダムに選び，その香嚢の最大幅と発香鱗の最大幅を測定し，前者を後者で除して香嚢比を求め，最後に5個の香嚢比の平均を算出し，その個体の香嚢比とした．前報と異なる点は，測定個体数が多いため発香鱗の測定を10個ではなく5個としたことであるが，香嚢比が自然雑種と疑われるような中間的な値の場合は，発香鱗を10個測定した．

なお，香嚢比は個体の体サイズと相関がある可能性があるため，各個体の前翅長を計測して体サイズとみなし，春型，夏型別に香嚢比との相関を求めた．測定個体数は，全採集430個体のうち前翅頂が破損しているなど計測不能な個体
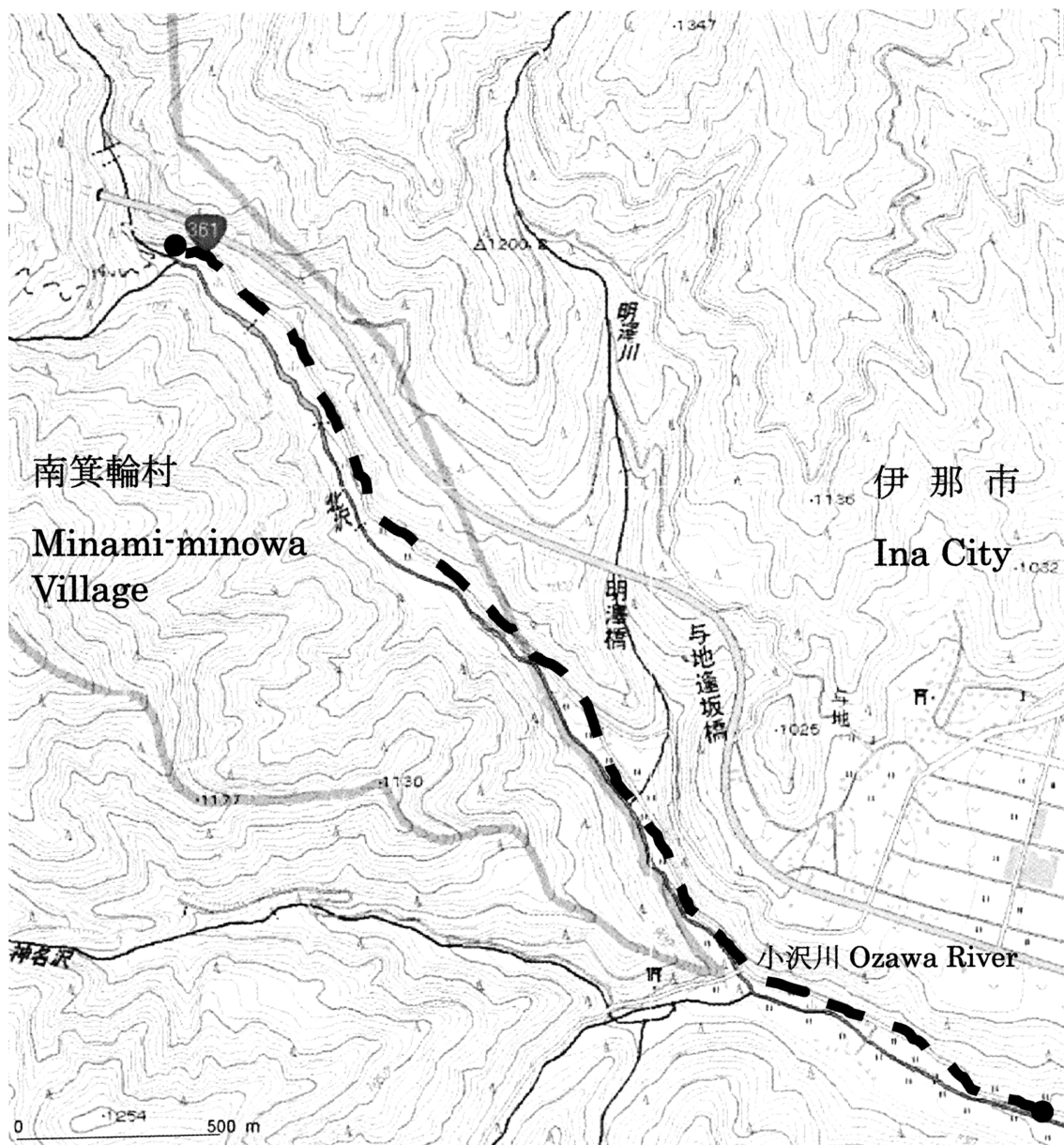
図1. 調査地.

Fig. 1. Map of the study site. A broken line shows the study route.

を除いたスジ春型156個体，同夏型162個体，ヤマト春型60個体，同夏型43個体である．

結果および考察

まず，前翅長と香嚢比の関係の相関については，各型それぞれについて全て相関が認められなかった．すなわち決定係数r^2は，スジ春型0.0193，スジ夏型0.0103，ヤマト春型0.0196，ヤマト夏型0.0939できわめて小さく，春型と夏型に分けて個体の大きさと香嚢比を比較した場合，両者に関連性はないと判断された．

次に，図2に春型と夏型に分けた香嚢比の頻度分布を示す．図示のように，春型，夏型ともに二山型の分布が認められ，春型では最頻値が0.350～0.375にあるヤマトと0.700～0.725にあるスジ，夏型では0.375～0.400にあるヤマトと0.725～0.750にあるスジに大きく分けられた．しかし，二山の中間的な値の個体も少数ながら認められた．この中間的な値の個体を選抜するために，香嚢比を昇順に並べ，中間的な値の前後50個体の香嚢比を示す（図3）．図示したように，スジとヤマトはそれぞれゆるやかに値が上昇しているが，春型で0.45～0.57，夏型で0.45～0.65でギャップが認められる．この急激に値が変化する区間に含まれる個体
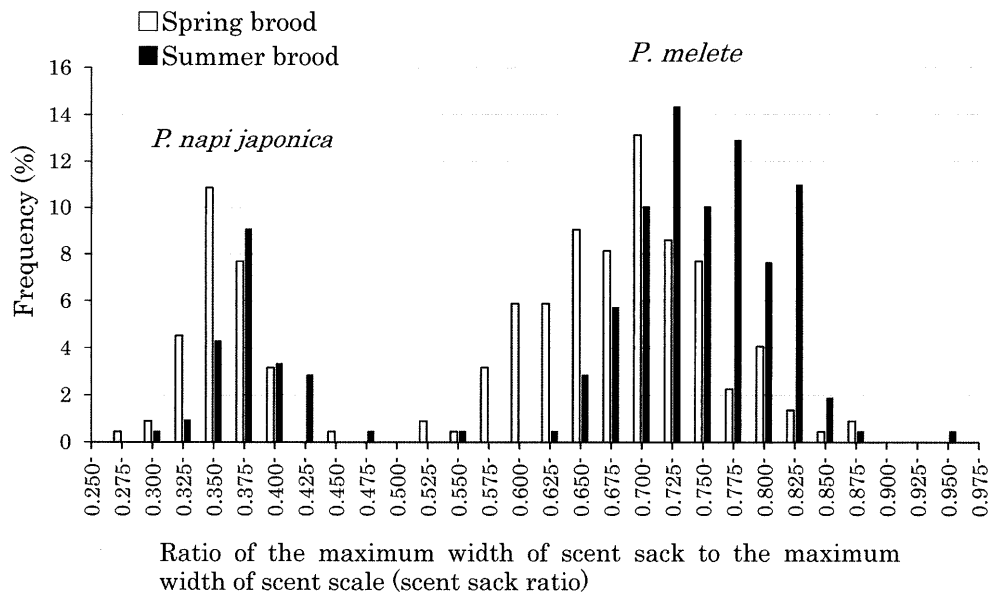
図2. 伊那市小沢調査地で2008年に採集されたスジとヤマトの♂成虫の香嚢比の頻度分布.

Fig. 2. Frequency distribution of the ratio of the maximum width of scent sack to the maximum width of scent scale (scent sack ratio) for *P. melete* and *P. napi japonica* adults males collected at the Ozawa study site, Ina City, Nagano Pref., in 2008.
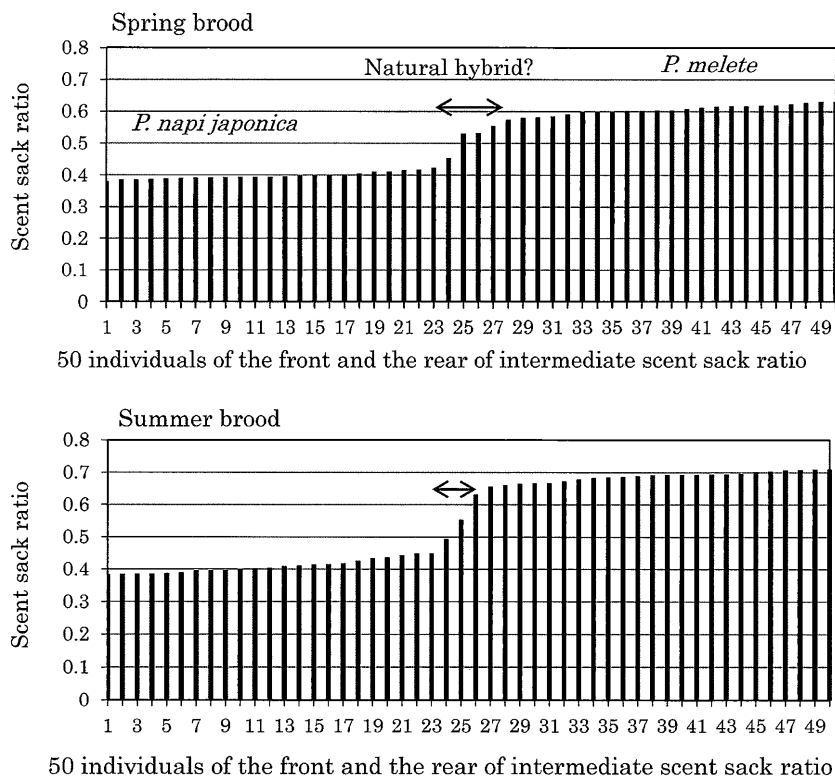
図3. 香嚢比がスジとヤマトの中間的な個体の前後50個体の香嚢比.
矢印は自然雑種が疑われる個体.

Fig. 3. Scent sack ratio distribution for 50 individuals around intermediate value between *P. melete* and *P. napi japonica*. Arrows indicate the individuals considered to be natural hybrids.

は，春型では昇順にNo.5（香嚢比0.4536），No.153（0.5311），No.133（0.5325），No.137（0.5551）の4個体，夏型では同じくNo.408（0.4937），No.351（0.5544），No.395（0.6315）の3個体であった．以上の7個体を自然雑種が疑われる個体とした．以下の統計解析には、この7個体を両種から除いた場合（前者）とどちらかの種に分類した場合（後者）の2通り行った。まず前者の両種から7個体を除いた場合について述べる．北原（2009）および図2に示したように，スジ，ヤマトとも春型は夏型より香嚢比が小さいと考えられるので，表1に両種の春型と夏型に分けた個体数（個体数割合％），香嚢比の平均と標準偏差およびχ^2分布による正規分布の適合度検定（有意水準5%）の結果を示す．表に示したように，両種とも香嚢比の平均は春型より夏型で大きく，特にスジはかなり大きい．また，香嚢比の標準偏差は，スジがヤマトの2倍程度大きくばらつきが大きい．正規分布の適合度検定では，スジ春型，ヤマト春型，ヤマト夏型は正規分布と考えられたが，スジ夏型だけは有意水準5%ではわずかに正規分布に適合しなかった．この原因は不明だが，夏型の中に3化目の個体が含まれるので，その影響があるのかもしれない．

北原(2012b)は，夏型の両種と人工雑種の遺伝子の期待値と香嚢比の関係について，以下の回帰式を示した．

$$y = 0.425x + 0.347$$

ここで，yは香嚢比，xは人工雑種の遺伝子中に占めるスジ由来の遺伝子の期待値で，スジを1，ヤマトを0とした値．

上式を用いると，夏型F1およびBC1の香嚢比は，夏型F1（ヤマト♀×スジ♂）が0.560, BC1（スジ♀×F1♂）が0.666, BC1（ヤマト♀×F1♂）が0.453と算出される．すなわち，このF1とBC1の範囲は，0.453〜0.666であるが，図2の夏型のギャップ0.45〜0.65とほぼ一致している．しかし図3に示したように，この下限の0.45以下はヤマトの香嚢比と，上限の0.65以上はスジの香嚢比と，それぞれ連続的につながっており，厳密に自然雑種を特定することが難しい．そこで，先の香嚢比が中間的な7個体について，スジとヤマトの香嚢比の分布がいずれも正規分布を示すとして，スジあるいはヤマトであった場合の個体数確率と，この確率に実際の採集個体数を乗じた期待値を算出した（表2）．

その結果，スジあるいはヤマトであった場合の期待される採集個体数が1個体よりはるかに小さいNo.5，No.408，No.351は，両種である確率がきわめて低く，スジでもヤマトでもないと判断され，自然雑種と考えられた．またNo.153，No.133は，スジとして期待される採集個体数が0.6〜0.7個体であり，自然雑種かスジか判断できなかった．No.137，No.395は，期待される採集個体数が1個体前後であり，自然雑種のBC2以降かスジの香嚢比が小さい個体である可能性がある．

一方の後者の，自然雑種が疑われる7個体をスジまたはヤマトに分類して統計解析を行った場合について以下に述べる．解析方法は前者（7個体を両種から除いた場合）と同じであるが，スジ，ヤマトの分別は，図3の自然雑種を挟むスジ側，ヤマト側の個体の香嚢比の中間値を境界とした．すなわち，春型では0.4998，夏型では0.5526を境界とし，自然雑種の香嚢比がそれ以下ならヤマト，それ以上ならスジに含めた．まず正規分布の適合度検定（有意水準5%）では，スジ春型夏型，ヤマト春型夏型の全てについて正規分布に適合した．次に期待値については，No.5（スジである場合0.0244，ヤマトである場合0.1096，以下同様），No.153 (1.0295，0)，No.133 (1.0897，0)，No.137 (2.5922，0)，No.408 (0.0001，0.0280)，No.351 (0.0174，0)，No.39 5(1.5907，0)であり，自然雑種が疑われた7個体のうち，前者の方法と同様，少なくともNo.5，No.408，No.351の3個体は自然雑種と判断された．

図4に香嚢比が中間的な以上の7個体の標本写真と発香鱗を示す．図のNo.5は成虫，発香鱗ともヤマトに近い印象を，またNo.408は成虫がヤマト，発香鱗がスジに近い印象を，その他はスジに近い印象を，それぞれ受ける．しかし，発香鱗の形状は変異が多いこと（藤森，2012）が指摘されており，成虫はスジに似た個体でも，スジとはやや異なり香嚢を囲む基部の腕状の部分や，発香鱗上部の頸部などがやや中間的な形態となっている．

次に，自然雑種と推定されたNo.5，No.408，No.351の3個体と，スジか自然雑種か判断がつかないNo.153，No.133の2個体が，F1なのかBC1なのかについて検討する．前者の3個体は，香嚢比が0.5前後であることからF1の可能性が高いが，後者の2個体は香嚢比が0.53程度であり，これらはスジでなければBC1である可能性がある．もしBC1であるならば，遺伝子浸透が起きている可能性が高くなるが，香嚢比の分析だけでは明確な結論を得られない．

ここでF1が3個体とすると，F1の全個体数に占める割合は，春型，夏型合わせて0.70%となるが，正逆で交雑した母蝶の産卵数に対する正常なF1♂の羽化率が0〜79%（平均13.6%）（北原 (2012b) の14例と藤森 (2012) の3例の計17例の平均）であることを考慮すると，スジとヤマトの種間の交配の頻度は全交配数の数%程度に及び，比較的高いと推定される．なお，No.5，No.408，No.351と，スジか自然雑種か判別不能のNo.153，No.133の計5個体が自然雑種とすると，自然雑種の全個体数に占める割合は1.16%である．

以上のように，香嚢比を用いて両種混棲地の自然雑種が特定されたが，その割合は判別不能の2個体を入れても全個体数の1%程度であった．この割合は両親種の個体数割合にも関係すると思われる．両親種の個体数割合が著しく偏らない場合の自然雑種の個体数割合は，ウスバシロチョウとヒメウスバシロチョウの場合6〜21%（北原・川田，1991），コヒョウモンとヒョウモンチョウの場合21%（北原，2012a）などが報告されているが，それらに比べるとスジとヤマトの場合は決して大きな個体数割合ではない．その原因は，スジとヤマトでは香気成分が大きく異なり（棚橋ら，2007），交配前隔離が比較的大きいため，交配後隔離が不完全（北原，2012b）にもかかわらず，自然雑種の個体数割合が小さくなったものと考えられる．しかし，スジとヤマトでは，

表1. ヤマトとスジの♂採集個体数と香嚢比の分布.

Table 1. Number of male individuals of each species and brood and the statistical analysis of distribution of the ratio of the maximum width of scent sack to the maximum width of scent scale (scent sack ratio).

Species	Brood	Number of individuals	Scent sack ratio		
		N (%)	Mean μ	Standard deviation σ	Statistical analysis of the distribution*
P. melete	Spring brood	156 (70.6)	0.7055	0.0657	Normal distribution
	Summer brood	162 (77.5)	0.7656	0.0534	Not normal distribution
P. napi japonica	Spring brood	61 (27.6)	0.3710	0.0261	Normal distribution
	Summer brood	44 (21.1)	0.3898	0.0278	Normal distribution
Natural hybrid?	Spring brood	4 (1.8)			
	Summer brood	3 (1.4)			
Total	Spring brood	221			
	Summer brood	209			

*5% significance level by the χ^2 test

表2. 香嚢比が中間的な値を示した個体の統計的検定.

Table 2. Statistical test of male individuals showing intermediate scent sack ratio.

Specimen number	Scent sack ratio	Probability in the case of normal distribution		Expectation number of individuals		Designation
		P. melete (Pm)	*P. napi japonica* (Pn)	$N \times Pm$	$N \times Pn$	
No.5	0.4536	6.3×10^{-5}	0.0008	0.0099	0.0465	Natural hybrid (F1)
No.153	0.5311	0.0040	0	0.6209	0	Natural hybrid or *P.melete*
No.133	0.5325	0.0042	0	0.6612	0	Natural hybrid or *P.melete*
No.137	0.5551	0.0111	0	1.7243	0	*P. melete*?
No.408	0.4937	1.7×10^{-7}	9.3×10^{-5}	2.8×10^{-5}	0.0041	Natural hybrid (F1)
No.351	0.5544	3.8×10^{-5}	0	0.0061	0	Natural hybrid (F1)
No.395	0.6315	0.0060	0	0.9671	0	*P. melete*?

N is the number of individuals of each species from each brood shown in Table 1.

F1および戻し交配世代BCに生殖能力があるため，コヒョウモンとヒョウモンチョウの場合と同様，両種に遺伝子浸透が起きている可能性がある．スジとヤマトは，全国で混棲していることが知られているが，その個体数割合は地域により様々であると考えられる．両種の個体数割合により，交雑の頻度が異なることも考えられ，また個体数割合が小さい種は遺伝子浸透の影響がより大きくなるものと推定される．特にどちらかの個体数割合が著しく小さい場合には，種の存続にも影響があるものと推定される．

おわりに

香嚢比の分析からスジとヤマトの自然雑種が野外でも発生していると判断された．また，この結果は野外で遺伝子浸透が起きている可能性が否定できないと考えられた．スジとヤマトが遺伝子浸透しているとすると，日本産蝶類の中でコヒョウモンとヒョウモンチョウにつぎ，本報告のスジとヤマトが2例目となる．しかし，確実なBC1が証明されていないので，遺伝子浸透が起きているかは本報告の方法では判断できない．遺伝子浸透の有無を確実に判断できるのは，外部形態だけでは難しく遺伝子解析による方法が最も有力であろう．ただし，多数の個体の遺伝子分析は多大な労力と経費が必要となるため，特徴的な外部形態の比較により被検個体数を絞り遺伝子解析に供するなどの方法をとる必要があろう．

日本産蝶類に限ってみても，様々な近縁種群で自然雑種の報告が多数あるが，F1で終わっているのか遺伝子浸透が起きていないのか，十分な検討が必要である．人工あるいは自然雑種のF1が生殖能力を持つかどうかは，遺伝子浸透の有無を決定する大きな判断要因となるため，今後もいろいろな近縁種群の交雑実験を行いつつ，一方で遺伝子浸透した両親種がどのように変化していくのか解明していく必要がある．

末尾ながら，藤森信一氏にはモンシロチョウ属の発香鱗を集大成した「発香鱗」をいち早くご恵送くださり，また棚橋一郎博士には貴重な論文をご恵送くださった．深く感謝申し上げる．
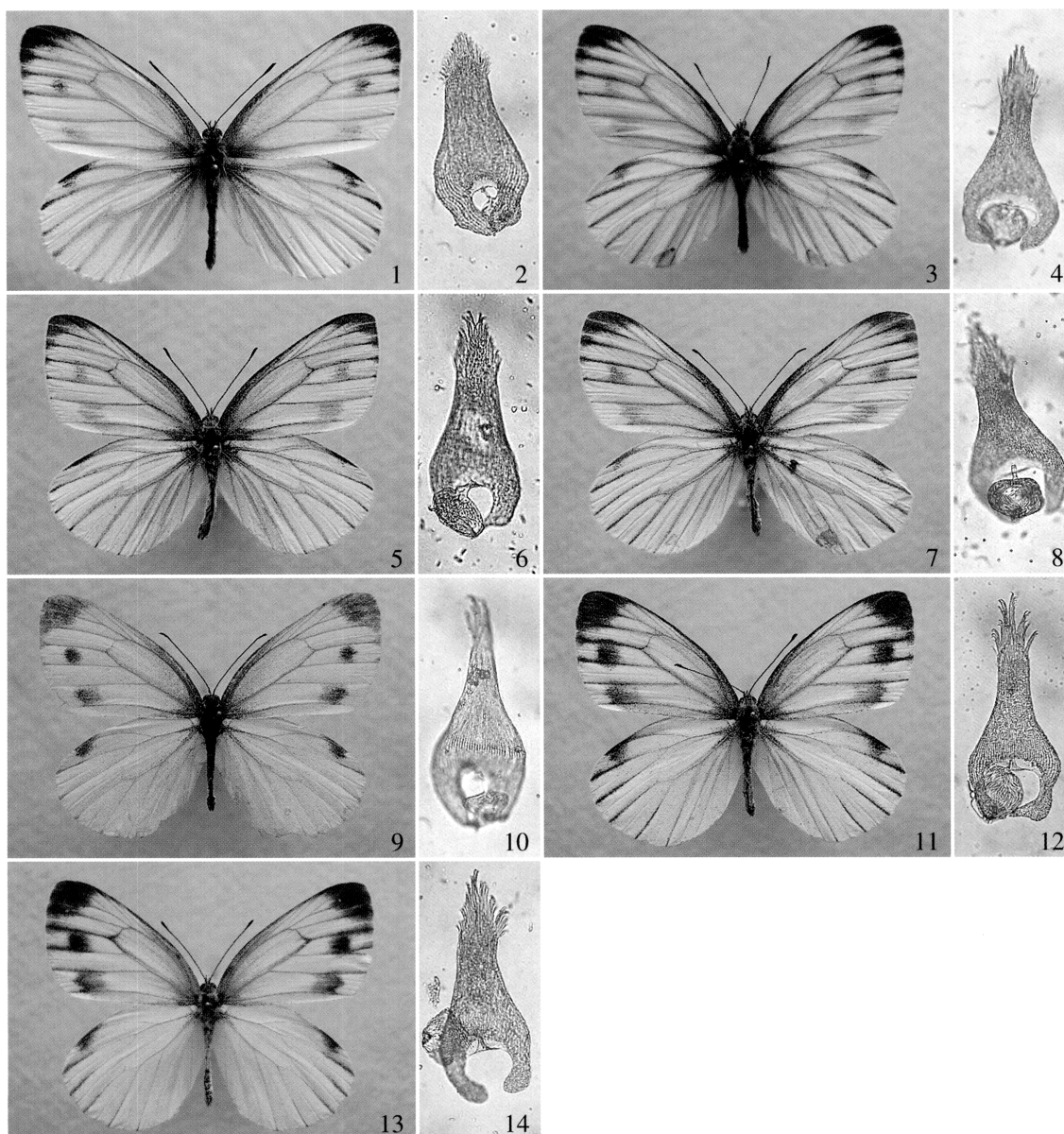
図4. 香嚢比から選択された自然雑種の可能性がある♂成虫とその発香鱗.

Fig. 4. Adult males collected in 2008 that are estimated to be natural hybrids based on analysis of the scent sack ratios. 1, 2: Specimen No. 5 (collection date, Apr. 12, scent sack ratio, 0.4536, forewing length, 26 mm); 3, 4: Specimen No. 153 (Apr. 22; 0.5311, 27 mm) 5, 6: Specimen No. 133 (Apr. 22; 0.5325, 31 mm); 7, 8: Specimen No. 137 (Apr. 22; 0.5551, 30 mm); 9, 10: Specimen No. 408 (Aug. 14; 0.4937, 29 mm); 11, 12: No. 351 (Jul. 9; 0.5544, 33 mm); 13, 14: Specimen No. 395 (Jul. 27; 0.6315, 34 mm).

引用文献

藤森信一, 2012. 発香鱗 日本産モンシロチョウ属. 209 pp. 郁明社, 東京.

藤森信一, 2013. ヤマトスジグロシロチョウとスジグロシロチョウの種間雑種F1について. やどりが **236**: 40.

北原　曜・川田光政, 1991. ウスバシロチョウとヒメウスバシロチョウの人工雑種—自然雑種の生殖能力—. 蝶と蛾 **42**: 53–62.

北原　曜, 2009. スジグロシロチョウとエゾスジグロシロチョウの種間関係 (I) 人工交雑の結果. 蝶と蛾 **60**: 81–91.

北原　曜, 2012a. ヒョウモンチョウとコヒョウモンの人工雑種と混棲地における自然雑種. 蝶と蛾 **63**: 142–150.

北原　曜，2012b. スジグロシロチョウとヤマトスジグロシロチョウの人工雑種の戻し交配. 蝶と蛾 **63**: 191–203.

棚橋一郎・榎本将典・石川宗孝・寺井忠正，2007. 蝶（シロチョウ科）の発香鱗の香気物質. *AROMA RESEARCH* **32**: 390–394.

Summary

In order to clarify the occurrence of natural hybrids between *Pieris melete* and *P. napi japonica*, 430 male adults were collected in the Ozawa study site, Ina City, Nagano Pref. central Japan, from April to September 2008. Preparations of specimens were made, and the maximum width of the scent sack and scent scale of the forewing was measured. The ratio of these measurements was taken as the scent sack ratio, and statistical analysis of the mean and normal distribution of the ratios differed among the species and spring and summer broods, and except for the summer brood of *P. melete*, the scent sack ratio showed a normal distribution. Seven individuals with an intermediate scent sack ratio falling between those of the two species were tested by the χ^2 test, and three individuals were judged to be natural hybrids. If these three individuals were actually F1 hybrids, the rate of natural hybrids occurring in the population is 0.7%. The emergence ability of the F1 artificial hybrid was 13.6%, and it was thought that interspecific mating occurred in a few percent of all matings.

(Received May 13, 2013. Accepted September 2, 2013)